

Л. Ф. Яндовка, И. И. Шамров

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *CERASUS*, *MICROCERASUS* И *AMYGDALUS* (ROSACEAE)

Изучен морфогенез гинецея и семязачатка у представителей родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae). Псевдомономерный гинецей представлен двумя плодолистиками: фертильным (в нем формируются 4 семязачатка, из которых 2 останавливаются в развитии на стадии примордия) и стерильным, в котором семязачатки не образуются. Гинецей синкарпный. Семязачаток геми-анатропный, крассинуцеллятный, унитегмальный, мезохалазальный, с коротким фуникулуcom, массивным рафе и гипостазой. Интегумент имеет дермально-субдермальное происхождение. Впервые в нуцеллусе изученных видов выявлены постамент и подиум. Моноспорический зародышевый мешок формируется по Polygonum-типу. Библиогр. 26 назв. Ил. 3.

Ключевые слова: *Cerasus avium*, *C. vulgaris*, *C. fruticosa*, *Microcerasus tomentosa*, *Amygdalus nana*, морфогенез, гинецей, семязачаток.

L. F. Yandovka, I. I. Shamrov

PECULIARITIES OF GYNOCIDIUM AND OVULE STRUCTURE IN REPRESENTATIVES OF GENERA *CERASUS*, *MICROCERASUS* AND *AMYGDALUS* (ROSACEAE)

Herzen State Pedagogical University of Russia, 48, Moika nab., St. Petersburg, 191186, Russian Federation; yandovkatgu@mail.ru; ivan.shamrov@gmail.com

The gynocidium and ovule morphogenesis in *Cerasus*, *Microcerasus* and *Amygdalus* was studied. Pseudomonomerous gynocidium consists of two carpels: a large carpel is fertile (4 ovules are formed in it, two ovules only develop, whereas the others stay at primordial stage) and a small sterile carpel (the ovules do not arise). The gynocidium in *Cerasus*, *Microcerasus* and *Amygdalus* may be determined as syncarpous. The ovule is hemi-anatropous, crassinucellate, unitegmic, characterized by short funiculus, massive raphe, mesochalase and hypostase. The integument is of dermal-subdermal origin. The postament and podium in the nucellus in species were studied for a first time. Embryo sac develops by Polygonum-type. Refs 26. Figs 3.

Keywords: *Cerasus avium*, *C. vulgaris*, *C. fruticosa*, *Microcerasus tomentosa*, *Amygdalus nana*, morphogenesis, gynocidium, ovule.

Введение

Розоцветные — сложная и морфологически неоднородная таксономическая группа растений (от 110 до 115 родов и более 3500 видов). Система семейства Rosaceae до сих пор является предметом больших дискуссий, о чем свидетельствуют разные точки зрения на классификационное положение составляющих ее таксонов. В семействе выделяют несколько подсемейств, различающихся комплексом признаков, среди которых большое значение придается строению гинецея, плода и семени. К настоящему времени опубликовано значительное число работ по морфологии и эмбриологии как семейства Rosaceae в целом, так и его отдельных подсемейств и слагающих их родов. Однако для успешного определения таксоно-

Л. Ф. Яндовка (yandovkatgu@mail.ru), И. И. Шамров (ivan.shamrov@gmail.com): Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Российская Федерация, 191186, Санкт-Петербург, наб. реки Мойки, 48.

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

мического статуса видов и выявления филогенетически близких растений необходимы подробные сравнительно-анатомические и сравнительно-эмбриологические исследования.

Роды *Cerasus* Mill. (вишня), *Microcerasus* M. Roem. (микровишня) и *Amygdalus* L. (миндаль) включают в подсемейство Prunoideae Focke [1], или Amygdaloideae Arn. [2]. При этом одни систематики объединяют *Cerasus vulgaris*, *C. fruticosa*, *C. avium*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* в один род *Prunus* [3, 4]; другие ученые [5, 6] включают виды *Cerasus vulgaris*, *C. fruticosa* и *C. avium* в один род *Cerasus*, тогда как виды *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* рассматривают в составе самостоятельных родов.

В связи с тем, что многие виды подсемейства Prunoideae близки по комплексу признаков, вариабельны в разных экологических условиях и имеют множество переходных форм, для их диагностики необходимо привлечь дополнительные признаки, не всегда используемые систематиками. К числу таких признаков следует отнести особенности формирования генеративной сферы.

Хотя изучение гинецея и семязачатка в семействе Rosaceae ранее проводилось [2, 7–14], имеющиеся сведения противоречивы. Для большинства видов подсемейства Prunoideae авторы указывают на развитие одного плодолистика, однако у некоторых представителей описано 2 и даже 5 плодолистиков [2, 12, 15]. В завязи отмечают два висячих семязачатка. Тип семязачатка определяют по-разному: анатропный [15], анатропный или почти гемитропный [12], гемитропный [8] и даже кампилотропный [2], битегмальный [2, 17, 18], битегмальный, но чаще унитегмальный [16]. Некоторые авторы определяют семязачатки и семена как пахихалазальные [16]. Таким образом, существующие данные по строению гинецея и семязачатка являются дискуссионными, причем проведенный анализ литературы выявил почти полное отсутствие данных по родам *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* [19–20].

Выявление дополнительных отличительных признаков представителей диких форм поможет как в установлении таксономического статуса родов и видов, так и в решении многих проблем практической селекции.

Материал и методика

Для исследования были взяты растения вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris* Mill., сорт народной селекции Владимирская и сорт Харитоновская селекции Всероссийского НИИ генетики и селекции плодовых растений им. И. В. Мичурина), вишни степной (*Cerasus fruticosa* Pall.), черешни (*Cerasus avium* L. (Moench.)), вишни войлочной (*Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.) и миндаля низкого (*Amygdalus nana* L.). Бутоны, цветки, завязи и плоды фиксировали в смеси Карнуа (3 части 96 %-го этилового спирта : 1 часть ледяной уксусной кислоты). Постоянные препараты готовили по общепринятой методике [21]. Срезы толщиной 10–14 мкм окрашивали гематоксилином по Гейденгайну. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата на микроскопе Leica DM 1000. Микрофотографии получены с помощью этого же микроскопа с использованием цифровой фотокамеры Leica EC3.

Результаты и обсуждение

Гинецей, завязь. У *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium*, *M. tomentosa* и *A. nana*, как и у многих розоцветных, в цветке формируется бокальчатая цветочная трубка — гипантий. Его нижняя часть образована разросшимся цветоложем, а верхняя — сросшимися основаниями лепестков, чашелистиков и тычиночных нитей. Гинецей у изученных видов состоит из двух плодолистиков (рис. 1, 1–4). Плодолистики различаются размерами, степенью развития и, вследствие этого, репродуктивной способностью. Большой (фертильный) плодолистик образован завязью, стилодием и рыльцем (рис. 1, 1–8). У всех изученных видов он составляет 2/3 ценокарпного гинецея и перед оплодотворением образует две из трех лопастей сложного рыльца (рис. 1, 5). Маленький (стерильный) плодолистик в начале развития состоит из завязи и стилодия. Его рыльце дифференцируется к моменту оплодотворения. У всех изученных видов завязь верхняя. Следует подчеркнуть, что в стерильном плодолистике она не образует собственное гнездо, а срастается не полностью с завязью фертильного плодолистика, сохраняясь самостоятельно в нижней части в форме выступа. Все это приводит к формированию косо ориентированного канала, ведущего в полость завязи. Угол наклона канала составляет около 30–40°. Кроме того, в области срастания плодолистиков стенка становится более массивной, а сама завязь — вторично одногнездной.

Несмотря на общий план развития гинецея, изученные виды имеют некоторую специфику.

У *Cerasus vulgaris* (рис. 1, 4, 9) и *C. fruticosa* (рис. 1, 1–5) завязь стерильного плодолистика имеет в основании хорошо выраженный выступ. Лопасть рыльца стерильного плодолистика находится чуть ниже двух лопастей рыльца фертильного плодолистика. Эпидермальные клетки трех лопастей сложного рыльца перед раскрытием цветка имеют ровные очертания, вытянуты в высоту и плотно прилегают друг к другу. У *C. fruticosa* эпидермальные клетки рыльца немного меньше, чем у *C. vulgaris*. Наружная поверхность гинецея гладкая, без опушения.

У *Cerasus avium*, как и у *C. fruticosa* и *C. vulgaris*, завязь стерильного плодолистика имеет в основании хорошо выраженный выступ (рис. 1, 2). Завязь фертильного плодолистика располагается на очень короткой ножке, которая находится на разросшемся цветоложе. Лопасть рыльца стерильного плодолистика лишь немного ниже лопастей рыльца фертильного плодолистика; заметного отгибания лопастей сложного рыльца не выявлено. Эпидермальные клетки рыльца перед распусканием цветка имеют ровные очертания и вытянуты в высоту. Поверхность гинецея гладкая.

У *Microcerasus tomentosa* выступ завязи стерильного плодолистика выражен слабо (рис. 1, 8). Завязь фертильного плодолистика располагается на хорошо выраженной ножке (рис. 1, 3, 8). Стилодии и рыльца фертильного и стерильного плодолистиков плотно смыкаются, а в области завязи происходит почти полное срастание краев плодолистиков. Все лопасти сложного рыльца располагаются на одном уровне и слегка отогнуты в стороны. Эпидермальные клетки рыльца перед распусканием цветка овально-прямоугольной формы и очень сильно вытянуты в радиальном направлении. Наружная поверхность гинецея неодинаковая — нижняя часть стилодия и верхняя часть завязи опушены, в то время как верхняя часть стилодия и нижняя часть завязи — без опушения.

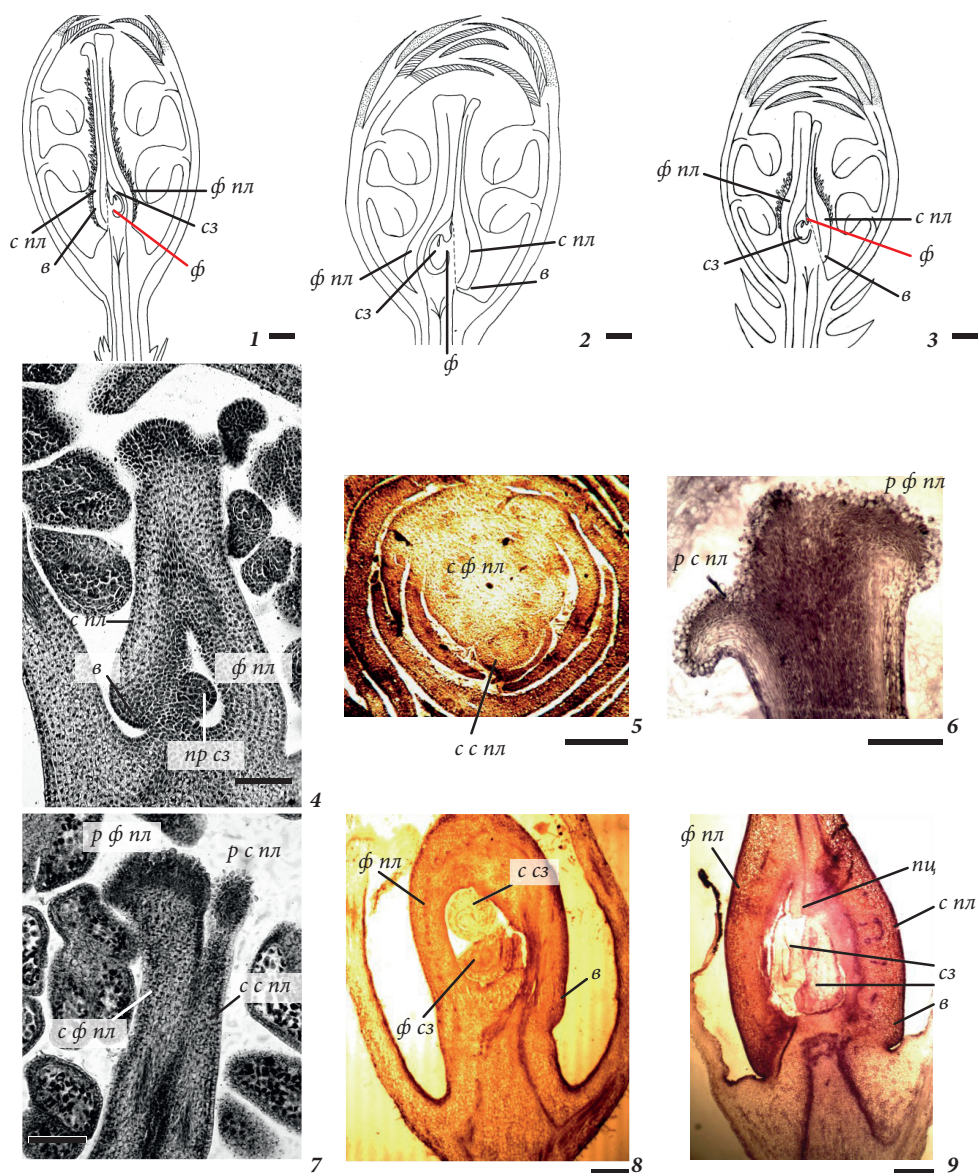


Рис. 1. Строение женских репродуктивных структур у *Amygdalus nana*, *Microcerasus tomentosus*, *Cerasus vulgaris*, *C. avium* и *C. fruticosa*:

1–3 — строение цветка *Amygdalus nana* (1), *C. avium* (2) и *Microcerasus tomentosus* (3) на продольных срезах схематизировано; 4 — гинецей *C. vulgaris* из двух неравных плодолистиков (стадия археспориальной клетки); 5 — поперечный срез столбика *C. fruticosa*, состоящего из двух стилодиев; 6 — рыльце столбика *A. nana*; 7 — гинецей *C. vulgaris* из двух неравных плодолистиков; 8 — гинецей *M. tomentosus* из двух неравных плодолистиков; 9 — завязь *C. avium*.

с с пл — стилодий стерильного плодолистика; с ф пл — стилодий фертильного плодолистика, ф пл — фертильный плодолистик, с пл — стерильный плодолистик, пр сз — примордий семязачатка, р с пл — рыльце стерильного плодолистика, р ф пл — рыльце фертильного плодолистика; в — выступ стерильного плодолистика; ф сз — фертильный семязачаток; с сз — стерильный семязачаток; сз — семязачаток; пц — плацента; ф — фуникулус. Масштаб: 1–3 — 200 мкм, 4–9 — 10 мкм. Масштабная линейка — 10 мкм

У *Amygdalus nana* выступ завязи стерильного плодолистика выражен очень слабо. Завязь фертильного плодолистика располагается на хорошо выраженной ножке, находящейся на разросшемся цветоносе (рис. 1, 1). Лопасть рыльца стерильного плодолистика располагается немного ниже, чем две лопасти фертильного плодолистика, и сильно отогнута в сторону; лопасти рыльца фертильного плодолистика не отогнуты (рис. 1, 6). *A. nana* характеризуется неровными изодиаметрическими эпидермальными клетками рыльца, размеры которых сильно различаются. Наружная поверхность завязи и столбик опушены.

Плациентация. Стерильный плодолистик практически лишен плацент, за исключением верхней части завязи, где сохраняются их остатки без признаков формирования семязачатков (рис. 2, 2). На угловых плацентах (рис. 2, 5, 6) фертильного плодолистика у исследуемых видов изначально закладываются 4 семязачатка с каждой вентральной стороны. Однако в верхней части завязи развитие семязачатков останавливается на стадии примордиев. Два семязачатка, развившиеся на нижних плацентах фертильного плодолистика, могут иметь сходное строение или различаться по размерам, структуре и положению в полости завязи. После оплодотворения один из этих семязачатков абортируется и не преобразуется в семя, в результате плод-костянка становится односемянным.

Изученные виды имеют некоторую специфику в степени развития плацент и положении семязачатков в полости завязи. У *A. nana* нижние плаценты фертильного плодолистика занимают почти 1/3 полости завязи, а семязачатки находятся на разных уровнях (рис. 2, 5, 6). У *C. vulgaris* и *C. fruticosa* размеры плацент меньше, чем у остальных изученных видов и занимают 1/4 полости завязи (рис. 2, 1–3). Различия в положении семязачатков у этих видов незначительные. У *C. avium* плаценты немного крупнее и занимают 1/3 полости завязи, как у *A. nana*. Положение семязачатков на плаценте сходно с другими видами *Cerasus*. У *M. tomentosa* — самая маленькая плацента — 1/5 объема полости завязи; один из семязачатков расположен на плаценте выше другого.

Семязачаток. Семязачаток у изученных видов гемитропный, точнее гемианатропный [22, 23]. Фуникулус очень короткий, но достигает значительных размеров в ширину (рис. 1, 1–3; 2, 3, 5, 6). Характерно образование массивного рафеса (рис. 2, 3), однако интегумент не полностью срастается с фуникулусом, о чем свидетельствует наличие выроста в микропиллярной части семязачатка.

Ранее нами были приведены основные характеристики примордия семязачатка у *C. vulgaris*, позволяющие выделять различные зоны в нуцеллусе [19]. В ходе настоящего исследования в нуцеллусе *C. vulgaris*, как и у других изученных видов, были выделены 3 области: апикальная, базальная и латеральная.

Апикальная область нуцеллуса у *C. vulgaris*, *C. avium* и *C. fruticosa* представлена 5–7-слойной, а у *A. nana* и *M. tomentosa* — 3–5-слойной париетальной тканью, клетки которой располагаются в 3 продольных ряда от эпидермы до развивающегося мегаспороцита. В процессе развития часть клеток, прилегающих к зародышевому мешку (формирующемуся по Polygonum-типу), разрушается. В сформированном семязачатке *C. vulgaris*, *C. avium* и *C. fruticosa* париетальная ткань 4–5-слойная, *A. nana* и *M. tomentosa* — 2–3-слойная. С началом мейоза за счет периклиналиных делений клеток эпидермы нуцеллуса у всех изученных видов формируется 2–5-слойный нуцеллярный колпачок, клетки которого располагаются правильными

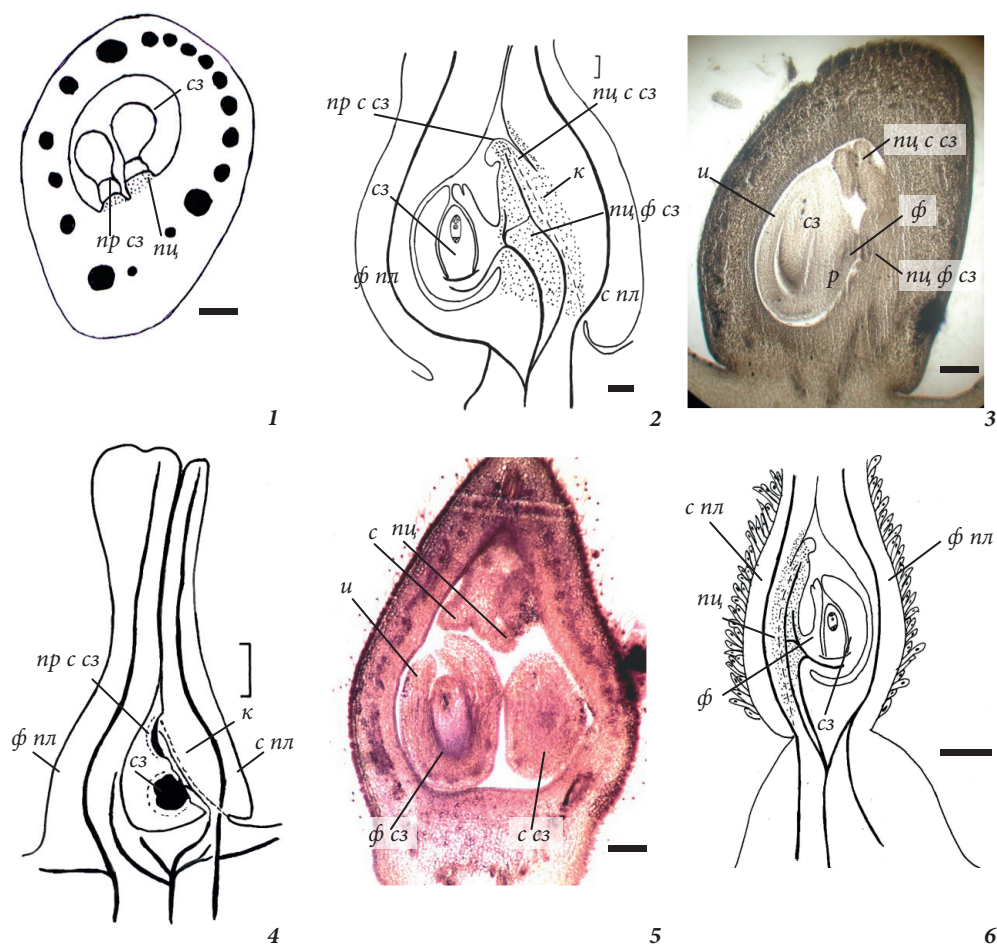


Рис. 2. Строение гинецея и семязачатков у *Cerasus vulgaris* (1–4) и *Amygdalus nana* (5, 6):

1 — поперечный срез завязи в базальной части, 2 — сагиттальный срез в месте контакта фертильного и стерильного плодолистиков, в верхней части завязи которых выделяются самостоятельные плаценты, 3 — завязь фертильного плодолистика с двумя семязачатками, видна область прикрепления семязачатка к плаценте, 4 — ориентация канала в полости завязи, 5 — билатеральный срез фертильного плодолистика, 6 — сагиттальный срез в месте контакта фертильного и стерильного плодолистиков.

сз — семязачаток, пц — плацента, ф — фуникулус, р — рафе, пр сз — примордий семязачатка, ф пл — фертильный плодолистик, к — канал, с пл — стерильный плодолистик, с пц — плацента стерильного плодолистика, с сз — стерильный семязачаток; и — интегумент; пр с сз — примордий стерильного семязачатка; пц ф сз — плацента фертильного семязачатка; пц с сз — плацента стерильного семязачатка, ф сз — фертильный семязачаток.

Масштаб: 1–3, 5 — 10 мкм, 4, 6 — 50 мкм

рядами. Латеральная область нуцеллуса у всех видов относительно массивная и состоит из 6–8 слоев.

Базальная область нуцеллуса в виде колонки из трех рядов клеток представляет собой осевую часть нуцеллуса. За счет деятельности клеток этих областей формируются постамент и подиум (рис. 3, 1–3). В постамент трансформируется большая

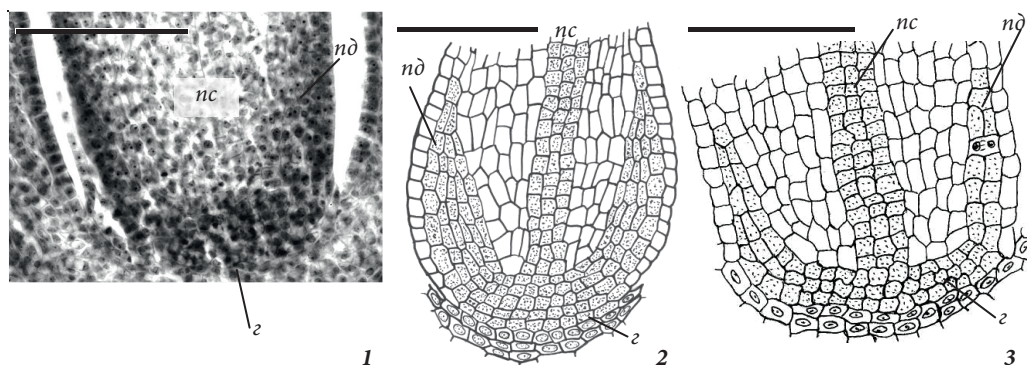


Рис. 3. Постамент, гипостаза и подиум в халазальной зоне нуцеллуса сформированного семязачатка у *Cerasus vulgaris* (1, 2) и *Amygdalus nana* (3): nc — постамент; nd — подиум; z — гипостаза
Масштаб — 10 мкм

часть продольных рядов под зародышевым мешком. Лишь 3 слоя клеток в основании нуцеллуса входят в состав центральной части бокаловидного подиума. Латеральная часть подиума (2–3-слойная) у всех изученных видов образуется за счет периклинальных делений субэпидермальных клеток в нижней трети нуцеллуса.

У исследуемых видов форма клеток постамента и подиума различается. Клетки постамента и центральной части подиума у видов *Cerasus* преимущественно таблитчатые, тогда как в латеральной части подиума они вытянутые. У *M. tomentosa* клетки как подиума, так и постамента, изодиаметрические, слегка неправильной формы. У *A. nana* клетки постамента и центральной части подиума преимущественно таблитчатые, в центральной части подиума почти квадратные, тогда как в латеральной части подиума они вытянутые (рис. 3, 3).

На основании полученных данных можно сделать заключение, что семязачаток у *C. vulgaris*, *C. avium*, *C. fruticosa*, *M. tomentosa* и *A. nana* является крассинуцеллятным и характеризуется дифференциацией в нуцеллусе постамента, подиума, париетальной ткани и нуцеллярного колпачка [23, 24].

Халаза у всех видов составляет небольшую часть семязачатка по сравнению с нуцеллусом и интегументом (рис. 3) и может быть охарактеризована как мезохалаза [25]. У *Cerasus* она определена как пахихалаза [16]. Нами выявлены различия в размерах халазы у изученных видов. У *C. vulgaris* и *C. avium* халаза имеет средние размеры по сравнению с остальными видами. Наименее выражена халаза у *C. fruticosa* и *M. tomentosa*, тогда как самая мощная халаза характерна для семязачатка *A. nana*.

Гипостаза формируется на стадии спорогенных клеток в виде единого инициального слоя в основании нуцеллуса и интегумента. Сначала ее клетки почти изодиаметрические с плотной цитоплазмой. В дальнейшем они делятся, и в сформированном семязачатке гипостаза является 2–3-слойной, приобретая форму чаши. Клетки гипостазы у всех видов становятся таблитчатыми и вытянутыми перпендикулярно продольной оси семязачатка.

Семязачаток является унитегмальным. Сформированный интегумент состоит из 10–12 слоев, и лишь в области микропиле он 7–8-слойный. Как было показано ранее у *C. vulgaris* [19], особенностью начального развития интегумента является то,

что в его образовании принимают участие как эпидермальные, так и субэпидермальные инициали. На ранних стадиях генезис семязачатка напоминает синхронное развитие внутреннего и наружного интегументов битегмального семязачатка на базе общих инициалей в ходе их конгенитального срастания в единую морфологическую структуру, т.е. представляет один из путей перехода от би- к унитегмальности [26].

Заключение

Проведенное исследование позволило выявить новые признаки строения гинецея и семязачатка у видов родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus*. Установлено, что морфогенез гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris*, *C. avium*, *C. fruticosa*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* происходит сходным образом. Гинецей состоит из двух плодолистиков, различающихся размерами, строением и репродуктивной способностью. Завязь верхняя. В литературе имеются сведения о формировании у *Cerasus* мономерно-апокарпного гинецея [2, 8, 12, 15–18], что не согласуется с результатами нашего исследования. Гинецей начинает развиваться как синкарпный. В сформированном состоянии его следует охарактеризовать как псевдомономерный, в котором один из двух плодолистиков (маленький стерильный) абортируется, при этом двухгнездная завязь становится в ходе развития одногнездной. В большей части завязи гинецея представлен синасцидиатной зоной, и лишь на уровне верхней границы плацент и в месте смыкания стилодиев и рылец он характеризуется симпликатным строением.

Полученные нами результаты о формировании в гинецее четырех семязачатков не согласуются с представлением о наличии у *Cerasus* двух семязачатков, при этом их строение дискутируется [2, 8, 12, 15–18]. Семязачаток у *Cerasus vulgaris*, *C. avium*, *C. fruticosa*, *Microcerasus tomentosa* и *Amygdalus nana* геми-анатропный, крассинуцеллярный, унитегмальный, мезохалазальный, с коротким фуникулусом, массивным рафем и гипостазой. В нуцеллусе выявлены постамент, подиум, париетальная ткань и нуцеллярный колпачок. Величина, форма и размеры клеток постамента и подиума, число слоев париетальной ткани в семязачатке являются видоспецифичными. Семена у всех изученных видов мезохалазальные, а не пахихалазальные [16], плод — однокостянка.

В строении гинецея выявлены некоторые видоспецифичные признаки: размеры и характер выступа в основании завязи стерильного плодолистика, уровень расположения лопастей рыльца фертильного и стерильного плодолистиков по отношению друг к другу, наличие или отсутствие отгиба у лопастей рыльца, размеры гинецея, размеры и форма эпидермальных клеток рыльца, характер опушения наружной поверхности гинецея, размеры плацент фертильного плодолистика, положение двух формирующихся семязачатков в нижней части завязи. В семязачатке также выявлены некоторые видоспецифичные признаки: величина, форма и размеры клеток постамента и подиума, число слоев париетальной ткани.

Литература

1. Камелин Р.В. Розоцветные (*Rosaceae*). Барнаул: Алтайские страницы, 2006. 100 с.
2. Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1997. 643 p.

3. Яндовка Л. Ф. Состояние вопроса о систематическом положении видов вишни и черешни // Изв. Рос. гос. педагогич. ун-та им. А. И. Герцена. 2015. № 173. С. 125–132.
4. Potter D., Eriksson T., Evans R. Phylogeny and classification of *Rosaceae* // Plant Systematics and Evolution. 2007. N 266. P. 5–43.
5. Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб: Изд-во СПХФА, 2000. С. 460–461.
6. Koehne E. *Prunus* L. Plantae Wilsonianae. Cambridge: Cambridge University Press, 1912. Vol. 1. P. 59–75.
7. Березенко Н. П. Особенности формирования женского гаметофита у вишни и прорастание пыльцы при межвидовых реципрокных скрещиваниях ее с черешней // Цитология и генетика. 1982. Т. 16, № 1. С. 18–24.
8. Мандрик В. Ю., Петрус Ю. Ю. Семейство *Rosaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1985. Т. 3. С. 55–64.
9. Суркова Л. И., Скипина К. П. Эмбриология некоторых сортов сливы // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1966. № 3. С. 124–127.
10. Eaton G. W., Jamont A. M. Embryo sac development in the apricot, *Prunus armeniaca* L. CV Constant // Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 1965. Vol. 86. P. 95–101.
11. Labrecque M., Barabe D., Vieth J. Développement du fruit de *Prunus virginiana* (*Rosaceae*) // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63, N 2. P. 242–251.
12. Melchior H. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde. Berlin-Nikolassee, 1964. Bd. 2. 666 S.
13. Pimienta E., Polito V. S. Embryo sac development in almond [*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb] as affected by cross- self- and non-pollination // Ann. Bot. 1983. Vol. 51, N 4. P. 469–479.
14. Tukey H. B. Anomalous embryos of cultivated varieties of *Prunus* with particular reference to fruit breeding // Bot. Gaz. 1934. Vol. 98, N 1. P. 1–24.
15. Гладкова В. Н. Семейство розовые, или розоцветные // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 175–187.
16. Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons: in 2 vols. Cambridge: Cambridge University Press, 1976. Vol. 1. 311 p.; Vol. 2. 552 p.
17. Меликян А. П., Бондарь Н. А. Семейство *Rosaceae* // Сравнительная анатомия семян. СПб.: Мир и семья, 1996. Т. 5. С. 102–123.
18. Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1931. 354 p.
19. Шамров И. И., Яндовка Л. Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (*Rosaceae*) // Ботан. журнал. 2008. Т. 93, № 6. С. 902–913.
20. Яндовка Л. Ф. Использование цито-эмбриологических показателей развития семян в систематике видов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) // Мат-лы II Междунар. науч. конф. «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии». Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2011. Т. 1. С. 281–283.
21. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
22. Шамров И. И. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб.: Изд-во РГПУ им. А. И. Герцена, 2015. 200 с.
23. Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 10. С. 1–30.
24. Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120, N 3. P. 377–407.
25. Шамров И. И. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 1–17.
26. Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. 350 с.

Для цитирования: Яндовка Л. Ф., Шамров И. И. Особенности строения гинецея и семязачатка у представителей родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (*Rosaceae*) // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2016. Вып. 4. С. 26–36. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.402

References

1. Kamelin R. V. *Rozotsvetnye (Rosaceae) [Rose family (Rosaceae)]*. Barnaul, Altaiskye Stranitsy Publ., 2006. 100 p. (In Russian)
2. Takhtajan A. *Diversity and classification of flowering plants*. New York, 1997. 643 p.
3. Yandovka L. F. Sostoianie voprosa o sistematicheskom polozenii vidov vishni i cheresnyi [The status of the systematic position of sour and sweet cherries species]. *Izvestiya Rossiyskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta imeni Hertzena [Proceedings of the Herzen State Pedagogical University of Russia]*, 2015, no. 173, pp. 125–132 (In Russian)
4. Potter D., Eriksson T., Evans R. Phylogeny and classification of *Rosaceae*. *Plant Systematics and Evolution*, 2007, no. 266, pp. 5–43.
5. Tzvelev N. N. *Opredelitel' sosudistyykh rastenii severo-zapadnoi Rossii (Leningradskaia, Pskovskaia i Novgorodskaya oblasti) [The field guide on vascular plants of northwestern Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod regions)]*. St. Petersburg, SPHFA Publ., 2000, pp. 460–461. (In Russian)
6. Koehne E. *Prunus L. Plantae Wilsonianae*. Cambridge, Cambridge University Press, 1912, vol. 1, pp. 59–75.
7. Berezenko N. P. Osobennosti formirovaniia zhenskogo gametofita u vishni i prorastanie pyl'tsy pri mezhvidovykh retsiproknnykh skreshchivaniiaakh ee s cheresnei [Features of a female gametophyte formation at sour cherries and the germination of pollen in their interspecific reciprocal crosses with sweet cherries]. *Cytologiya i genetika [Cytology and genetics]*, 1982, vol. 16, no. 1, pp. 18–24. (In Russian)
8. Mandrik V. Yu., Petrus Yu. Yu. Semeistvo *Rosaceae* [Rosaceae family]. *Sravnitel'naia embriologiya tsvetkovykh rastenii [Comparative embryology of flowering plants]*. Leningrad, Nauka Publ., 1985, vol. 3, pp. 55–64. (In Russian)
9. Surkova L. I., Skipina K. P. Embriologiya nekotorykh sortov slivy [Embryology of certain varieties of plums]. *Nauchnye doklady vyshey shkoly. Biol. Nauki [Scientific reports of higher school. Biological Sciences]*, 1966, no. 3, pp. 124–127. (In Russian)
10. Eaton G. W., Jamont A. M. Embryo sac development in the apricot, *Prunus armeniaca* L. CV Constant. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1965, vol. 86, pp. 95–101.
11. Labrecque M., Barabe D., Vieth J. Développement du fruit de *Prunus virginiana* (Rosaceae). *Can. J. Bot.*, 1985, vol. 63, no. 2, pp. 242–251.
12. Melchior H. A. *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien mit besonderer Berücksichtigung der Nutzpflanzen nebst einer Übersicht über die Florenreiche und Florengebiete der Erde*. Berlin; Nikolasse, 1964, vol. 2. 666 p.
13. Pimienta E., Polito V. S. Embryo sac development in almond [*Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb] as affected by cross- self- and non-pollination. *Ann. Bot.*, 1983, vol. 51, no. 4, pp. 469–479.
14. Tukey H. B. Anomalous embryos of cultivated varieties of *Prunus* with particular reference to fruit breeding. *Bot. Gaz.*, 1934, vol. 98, no. 1, pp. 1–24.
15. Gladkova V. N. Semeistvo rozovyie, ili rozotsvetnye [Rose family or rosaceous]. *Zhizn' rastenii [Plants' life]*. Moscow, Prosveschenie Publ., 1981, vol. 5, part 2, pp. 175–187. (In Russian)
16. Corner E. J. H. *The seeds of dicotyledons: in 2 vols*. Cambridge, Cambridge University Press, 1976, vol. 1. 311 p.; vol. 2. 552 p.
17. Melikyan A. P., Bondar N. A. Semeistvo *Rosaceae* [Rosaceae family]. *Sravnitel'naia anatomii semian [Comparative anatomy of seeds]*. St. Petersburg, Mir i Semya Publ., 1996, vol. 5, pp. 102–123 (In Russian)
18. Schnarf K. *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1931. 354 p.
19. Shamrov I. I., Yandovka L. F. Razvitie i stroenie gineteia i semiazachatka u *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) [Development and structure of gynoecium and ovule in *Cerasus vulgaris* (Rosaceae)]. *Botanicheskiy zhurnal [Botanical Journal]*, 2008, vol. 93, no. 6, pp. 902–913. (In Russian)
20. Yandovka L. F. Ispol'zovanie tsito-embriologicheskikh pokazatelei razvitiia semian v sistematike vidov *Cerasus*, *Microcerasus* i *Amygdalus* (Rosaceae) [Application of the cyto-embryological indicators of seeds development in the taxonomy of *Cerasus*, *Microcerasus* and *Amygdalus* species (Rosaceae)]. *Materialy II Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii "Rasnoobrasie pochv i bioty Severnoi i Zentralnoi Asii" [Proceedings of the II international conference "Diversity of soil and biota in North and Central Asia"]*. Ulan-Ude, BNZ SO RAN Publ., 2011, vol. 1, pp. 281–283. (In Russian)
21. Pausheva Z. P. *Praktikum po tsitologii rastenii [Practical work on plants' cytology]*. Moscow, Kolos Publ., 1974. 288 p. (In Russian)
22. Shamrov I. I. *Embriologiya i vosproizvedenie rastenii [Embryology and plant reproduction]*. St. Petersburg, Herzen RGPU Publ., 2015. 200 p. (In Russian)

23. Shamrov I. I. Nutsellus semiazachatka: proiskhozhdenie, differentsiatsiia, struktura i funktsii [Ovule nucellus: origin, differentiation, structure and functions]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 2002, vol. 87, no. 10, pp. 1–30. (In Russian)

24. Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts. *Bot. Jahrb. Syst.*, 1998, vol. 120, no. 3, pp. 377–407.

25. Shamrov I. I. Strukturnaia differentsiatsiia semiazachatka tsvetkovykh rastenii: khalaza, funikulus, obturator [Structural differentiation of flowering plants' ovule: chalaza, funiculus, obturator]. *Botanicheskii zhurnal* [Botanical Journal], 2004, vol. 89, no. 3, pp. 1–17. (In Russian)

26. Shamrov I. I. *Semiazachatok tsvetkovykh rastenii: stroenie, funktsii, proiskhozhdenie* [Ovule of flowering plants: structure, functions, origin]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 350 p. (In Russian)

For citation: Yandovka L. F., Shamrov I. I. Peculiarities of gynoecium and ovule structure in representatives of genera *Cerasus*, *Microcerasus* and *Amygdalus* (Rosaceae). *Vestnik SPbSU. Series 3. Biology*, 2016, issue 4, pp. 26–36. DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.402

Статья поступила в редакцию 4 марта 2016 г.;
принята в печать 14 сентября 2016 г.

Сведения об авторах:

Яндовка Людмила Федоровна — доктор биологических наук, доцент
Шамров Иван Иванович — доктор биологических наук, профессор

Yandovka Lyudmila F. — Doctor of Biology, Associate Professor
Shamrov Ivan I. — Doctor of Biology, Professor